

# Morfología larval de *Chiasmocleis panamensis*, con comentarios sobre la variabilidad morfológica interna en renacuajos de Microhylidae (Anura)

M. Florencia VERA CANDIOTTI

Instituto de Herpetología, Fundación Miguel Lillo – CONICET,  
Miguel Lillo 251, 4000 San Miguel de Tucumán, Argentina  
<florivc@yahoo.com>

The tadpole of *Chiasmocleis panamensis* is described, analyzing external morphology, buccal cavity, cartilaginous skeleton and musculature. The external morphology is similar to that of other species in the genus, with mouth devoid of keratinized structures, labial flaps, spatulate lower lip, unperforated nares and ventral spiracle. The buccal cavity shows characters shared with other microhylids: postnarial papillae, absence of lingual papillae, buccal roof and floor with scarce papillation, excepting tall papillae on both sides of the glottis, which is far anteriorly disposed. Musculoskeletal features, such as the presence of lateral posterior and subotic processes, long urobranchial process, and the peculiar configuration of the mm. *mandibulolabialis*, *intermandibularis*, *interhyoideus*, *suspensoriohyoideus*, are frequent within Microhylidae. Distinctive characters are the reduction of the crista parotica and the ventrolateral process of the palatoquadrate, the crossing of the fibers of the m. *levator arcuum branchialium III*, and the presence of a second ventral slip in the m. *subarcualis rectus I*. Traits such as the absence of buccal keratinized pieces, the development of branchial basket and filters, and secretory tissue, indicate a suspension feeding habit.

## INTRODUCCIÓN

La información sobre los renacuajos del género *Chiasmocleis* es muy escasa; menos de la cuarta parte de 18 especies conocidas cuentan con descripciones de la larva. Con respecto a la morfología interna, los datos son casi inexistentes, y el único trabajo disponible refiere al condrocráneo y esqueleto visceral de *Chiasmocleis leucosticta* (LAVILLA & LANGONI, 1994).

*Chiasmocleis panamensis* es una especie muy poco conocida, a pesar de su actual ubicuidad, y hasta el momento no existe información alguna sobre su renacuajo. El propósito de este trabajo es contribuir al conocimiento de la morfología de las larvas de microhílidos, presentando una descripción de la morfología externa, cavidad bucal, esqueleto cartilaginoso, musculatura de *Chiasmocleis panamensis*, y luego comparando con información disponible para otras especies de la familia.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Se trabajó con 15 renacuajos de *Chasmocleis panamensis*, en estadios 29-30 ( $n = 7$ ) y 34-36 ( $n = 8$ ) de la tabla de GOSNER (1960). Las larvas fueron colectadas en un ambiente semipermanente (Gamboa, Panamá; Julio 2001), y fueron fijadas en formol 10 %. Especímenes intactos fueron depositados en la Colección Herpetológica de la Fundación Miguel Lillo (FML 16470). La cavidad bucofaringea se estudió exponiendo piso y techo de la boca según WASSERSUG (1976a), y coloreando con azul de metileno para destacar las estructuras presentes. Un espécimen fue adicionalmente preparado para Microscopía Electrónica de Barrido, según la técnica propuesta por FIORITO DE LÓPEZ & ECHIVERRÍA (1984). El protocolo consiste en una deshidratación en una serie creciente de alcoholes antes de proceder a la desecación al vacío y punto crítico. Se siguió a ALTIG & McDIARMID (1999) en la caracterización de la morfología del disco oral y de la cavidad bucofaringea. Para el estudio de condrocáneo y esqueleto hibrantiquial se aplicaron técnicas de transparentación y tinción diferencial para cartilago y hueso (WASSERSUG, 1976b). Para el estudio de la musculatura se aplicó el protocolo de WASSERSUG (1976b) modificado según LAVILLA (comunicación personal), interrumpiendo el procesamiento antes de la inmersión en glicerol, y coloreando luego en solución de lugol (BÖCK & SHEAR, 1972). Con esto se logra un contraste entre músculos y cartilagos que permite definir claramente los sitios de inserción. La nomenclatura empleada para identificar estructuras músculo-esqueléticas sigue a HAAS (2003). Las disecciones e ilustraciones subsecuentes se efectuaron utilizando una lupa equipada con cámara clara.

## RESULTADOS

## MORFOLOGÍA EXTERNA

Los renacuajos de *Chasmocleis panamensis* estudiados ( $n = 9$ , estadios 29-30 y 34-36, fig. 1) presentan un cuerpo deprimido y ovalado, con ancho máximo al nivel de los ojos. La coloración de los ejemplares preservados es marrón rojiza en el dorso y musculatura caudal, con una línea blanca longitudinal en la base de la cola; el vientre es transparente, con cromatóforos dispuestos uniformemente, exceptuando algunas regiones que permanecen translúcidas. Las aletas son también transparentes, con grupos de cromatóforos esporádicos. En los estadios 34-36 la coloración se intensifica, manteniendo el patrón descrito. El hocico es semicircular, y las narinas no están abiertas. La boca es terminal, con una hendidura que carece de disco oral y estructuras queratinizadas. Dos pliegues labiales superiores muy pigmentados, con una escotadura marcada, penden y cubren el labio inferior. El labio inferior es espatulado y translúcido. Los ojos son pequeños y dispuestos lateralmente. El tubo espiracular es largo, ancho en la base, y está localizado medial y caudalmente, cubriendo el tubo proctodeal. Éste es delgado y cónico, con una abertura redondeada. La cola presenta un eje recto y extremo acuminado. Desde la base hasta aproximadamente la mitad, se distingue una masa de tejido grueso y resistente, más notorio en los estadios posteriores (34-36). Las

Tab. 1. – Medidas externas (en mm) de *Chasmocleis panamensis* ( $n = 7$ ; estadios 29-30).  $\bar{x}$ , media;  $s$ , desviación estándar

Medida	$\bar{x}$ ( $s$ )
Longitud del cuerpo	5,86 (0,26)
Longitud total	14,57 (0,63)
Ancho máximo	4,86 (0,14)
Altura máxima	3,45 (0,17)
Longitud de la cola	8,71 (0,49)
Altura de la aleta caudal	3,49 (0,18)
Altura de la musculatura caudal (nivel de la base)	1,47 (0,11)
Diámetro del ojo	0,68 (0,03)
Distancia interorbital	3,84 (0,17)
Distancia rostro-ocular	1,59 (0,1)
Ancho de los pliegues labiales	1,47 (0,14)
Longitud del tubo espiracular	1,24 (0,16)
Ancho del tubo espiracular	2,02 (0,17)
Longitud del tubo proctodeal	0,69 (0,65)
Ancho del tubo proctodeal	0,16 (0,15)

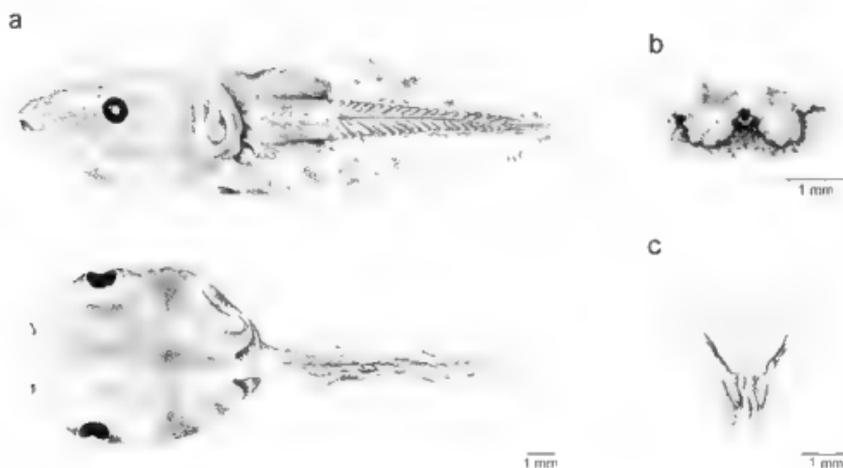


Fig. 1. Morfología externa de *Chasmocleis panamensis*, estadio 34 (a) Vista completa, lateral y dorsal (b) Detalle de la boca, vista frontal (c) Detalle del tubo espiracular, vista ventral.

aletas en conjunto presentan una altura máxima similar a la altura del cuerpo, y se afinan caudalmente. La aleta ventral es ligeramente más alta que la dorsal. La tabla 1 muestra un resumen de las medidas registradas para larvas en estadio 29-30.

#### CAVIDAD BUCAL

El techo de la cavidad bucal de los renacuajos estudiados ( $n = 4$ ; estadio 36; fig. 2-3) no está pigmentado. La arena prenarial contiene una única papila de punta bifida. Las coanas son de gran tamaño, subcirculares, y no están perforadas. Desde el margen posterior interno de cada una, se proyecta una papila postnarial muy desarrollada, plana y con varias puntas. Una papila bifida se proyecta medialmente desde el margen lateral, acompañada por escasas papilas bajas. El pliegue mediano es tres veces más alto que largo, triangular, y presenta un margen irregular. Detrás del pliegue hay numerosas pústulas y escasas papilas localizadas lateralmente. El límite posterior del techo de la cavidad bucal carece de proyecciones marginales. El margen anterior del piso de la boca está expandido y el labio inferior tiene forma de U. Cada cartilago de Meckel presenta pústulas sobre la cara posterior. El esbozo lingual es pequeño y carece de papilas linguales. Las hendiduras bucales están muy desarrolladas, con dos papilas prehendidura y pústulas proyectándose desde el margen anterior. La glotis está ligeramente elevada en relación con la arena del piso de la boca. A cada lado hay papilas altas y cónicas, aproximadamente siguiendo una disposición en V abierta. Entre ellas aparecen algunas pústulas. El velo está muy desarrollado y expandido posteriormente. Está dividido por una escotadura media profunda, y presenta un epitelio glandular conspicuo.

#### ESQUELETO

El condrocraqueo de las larvas estudiadas ( $n = 5$ , estadios 35-36, fig. 4) representa el 58% de la longitud rostro-tubo proctodeal. El ancho máximo es a nivel de la parte posterior del arco subocular. El cartilago labial superior presenta el cuerpo y alas fusionadas en una estructura única con el margen anterior curvado y el margen posterior con una proyección medial levemente insinuada. Se fusiona al margen anterior de los cuernos trabeculares, y sólo la porción lateral de éstos permanece libre. Los cuernos trabeculares corresponden aproximadamente al 22% de la longitud total del condrocraqueo, son proporcionalmente anchos y planos. Posteriormente, en el plano trabecular, se distinguen claramente los forámenes olfatorios. Los cartilagos orbitales están desarrollados sólo marginalmente, y la zona central está ocupada por un gran foramen que representa la unión de los forámenes óptico, oculomotor, troclear y proótico. Las *taenia tectis transversalis* y *taenia tectis medialis* no están desarrolladas en los estadios estudiados. Las cápsulas óticas son de forma cuadrangular y ocupan 31% del largo total del condrocraqueo. La fenestra oval es visible desde una vista ventral y lateral. Sus dimensiones alcanzan 37% del total de la cápsula. El piso de la cavidad craneal es completamente cartilaginoso y el canal de la notocorda penetra un 20% del total del condrocraqueo. El foramen craniopalatino es alargado y de mayor tamaño que el carotideo. La *pars articularis* del palatocuaadrado es larga y ancha. El proceso muscular está muy poco desarrollado y presenta un pequeño proceso en la cara ventral, el proceso ventrolateral. El

arco subocular es de margen liso y ancho uniforme. Presenta una proyección conspicua, oblonga, plana, y dirigida posterolateralmente, el proceso lateral posterior. En la cara ventral y cerca del extremo existe una proyección condrificada, subcilíndrica, con la punta bifurcada, recientemente denominada proceso subótico (*processus suboticus quadrati*) por HAAS (2003). Los puntos de articulación con el neurocráneo son tres, la comisura cuadrado craneal, que presenta un proceso cuadradoetmoidal poco desarrollado, el proceso ascendente, unido al piso de la cavidad craneal, y el proceso larval ótico. La mandíbula inferior se ubica perpendicularmente al eje del cuerpo. El cartilago de Meckel es una barra con procesos dorsal y retroarticular conspicuos. Los cartílagos infrarostrales están fusionados en una estructura en forma de anillo con una proyección laminar en el margen interno de la porción posterior. En el esqueleto hiobranquial, los ceratohiales son elongados y presentan procesos anterior, anterolateral (más desarrollado que el anterior), lateral y posterior. El proceso lateral está muy desarrollado y posee una proyección laminar ancha dirigida posteriormente. El proceso posterior está parcialmente cubierto por el ceratobranquial I, y el cóndilo articular se esboza como un engrosamiento en el margen posterior del ceratohial. La cópula I es una barra cartilaginosa muy delgada. La *pars reuniens* es continua con los ceratohiales y la cópula II. La cópula II es pequeña y porta un proceso urobranquial delgado y muy largo (1,7 veces más largo que la cópula II). Posteriormente la cópula II está fusionada a los hipobranquiales, de márgenes irregulares y fusionados entre sí en la línea media. Los ceratobranquiales están fusionados a los hipobranquiales y conforman una cesta branquial grande y complejamente reticulada. Entre los ceratobranquiales II y III se distingue un proceso branquial cerrado. Existen tres espículas diferenciadas a cada lado, y aparentemente la primera de la serie, mas ancha que las restantes, representa la fusión completa de las espículas I y II.

## MUSCULATURA

Cinco renacuajos fueron estudiados (estadios 35-36; fig. 5). En la tabla 2, se listan los músculos de *Chusmocleis panamensis*, detallando sitios de inserción y algunos comentarios.

## DISCUSIÓN

La familia Microhylidae comprende mas de 400 especies, de las cuales alrededor de 180 incluyen en su ontogenia una etapa de renacuajo de vida libre, con o sin alimentación activa. La morfología externa de las especies cuyas larvas han sido descritas es considerablemente variable, en caracteres como la posición de los ojos, espiráculo y tubo proctodeal, y la configuración de los labios superior e inferior y aleta caudal (DONNELLY et al., 1990). *Chusmocleis panamensis* presenta características similares a otras especies del género, como *C. amatipes*, *C. carvalhoi* y *C. ventrimaculata* (DUFFLMAN, 1978; SCHLÜTER & SALAS, 1991, en WOGEL et al., 2004) cuerpo deprimido y oval, ojos laterales, narinas no perforadas, espiráculo medio y caudal, y boca terminal con pliegues labiales superiores separados por una escotadura media y labio inferior en forma de U.

Tab. 2. – Musculatura de *Chiasmocleis panamensis* (n = 5; estadios 35-36).

Musculo	Inserciones	Comentarios
<i>Mandibulolabialis</i>	Región ventromedial del cartilago de Meckel – cara ventrolateral del cartilago labial inferior	Cilindrico y compacto
<i>Intermandibularis</i>	Superficie anterior del cartilago de Meckel – aponeurosis media	El musculo tiene forma triangular con vértice hacia atras, y se une a la aponeurosis media del m. <i>interhyoidens</i> , adoptando el conjunto una forma de X
<i>Levator mandibulae longus superficialis</i>	Borde posterior del proceso muscular del palatoc cuadrado – cara posterior del cartilago de Meckel	
<i>Levator mandibulae longus profundus</i>	Región anterior de la cara dorsal del proceso muscular del palatoc cuadrado – extremo del cartilago labial superior	Está muy desarrollado
<i>Levator mandibulae internus</i>	Superficie dorsal del arco subocular del palatoc cuadrado, próximo a su borde interno – extremo del cartilago de Mecke.	La insercion se da a través de un tendón desarrollado
<i>Levator mandibulae externus</i>	<i>Pars articularis</i> del palatoc cuadrado – extremo del cartilago labial superior	La insercion se da a través de un tendón común con el m. <i>l m l profundus</i> . La rama V <sub>3</sub> del trigemino tiene una posición ventral respecto de este musculo
<i>Levator mandibulae angularis</i>	Cara dorsal del proceso muscular del palatoc cuadrado – cartilago de Mecke	Es muy corto
<i>Suspensoriohyoidens</i>	Región posterior de la cara ventral del proceso lateral posterior del palatoc cuadrado – cara dorsal del proceso lateral del ceratohial	Es un musculo muy laxo, conformado por unas pocas fibras
<i>Orthohyalis</i>	Bordes anterior y dorsal del proceso muscular del palatoc cuadrado – extremo del ceratohial	Esta poco desarrollado
<i>Suspensorioangularis</i>	Superficie ventral del palatoc cuadrado – proceso retroarticular del cartilago de Mecke	
<i>Quadratoangularis</i>	Superficie ventral del palatoc cuadrado – proceso retroarticular del cartilago de Meckel	Se ubica lateralmente respecto del m. <i>suspensorioangularis</i>
<i>Hyangularis</i>	Cara dorsal del ceratohial – proceso retroarticular del cartilago de Mecke.	Esta poco desarrollado
<i>Interhyoidens</i>	Cara ventral del proceso lateral del ceratohial – aponeurosis media	Esta formado por fibras paralelas dispuestas transversal y oblicuamente

Tab. 2 (continuación y fin). – Musculatura de *Chasmocleis panamensis* (n = 5; estadios 35-36).

Músculo	Inserciones	Comentarios
<i>Interhyoidens posterior</i> <i>Geniohyoidens</i>	Camara peribranchial Superficie posterior ventral del cartilago labial inferior - tejido proximo a la glandula tiroidea	Muy desarrollado, forma una capa continua Es muy delgado, y su inserción posterior es difusa
<i>Levator arcuum branchialium I</i>	Cara ventral del proceso lateral posterior del palatocadrado, proximo a su borde externo – cara lateral del ceratobranquial I	
<i>Levator arcuum branchialium II</i>	Cara ventral de la capsula ótica y cara ventral del proceso lateral posterior del palatocadrado, proximo al borde posterior – ceratobranquiales I y II	
<i>Levator arcuum branchialium III</i>	Dos haces, comisura terminal II y III – punto anterior en la cara ventral del proceso lateral posterior del palatocadrado, y punto anterior de la cara ventral del proceso mencionado, proximo al borde externo	El haz medial cruza dorsalmente al lateral, insertándose lateralmente en la cara ventral del proceso lateral posterior
<i>Levator arcuum branchialium IV</i>	Margen medial del ceratobranquial IV – cara ventral de la capsula ótica	
<i>Constrictor branchialis II</i>	Proceso branquial – comisura terminal II	
<i>Constrictor branchialis III</i>	Proceso branquial – comisura terminal II	
<i>Constrictor branchialis IV</i>	Proceso branquial – comisura terminal III	
<i>Subarcualis rectus I</i>	Tres haces – base del proceso posterior hial – espicula I (haz dorsal), ceratobranquial I (haz ventral) y proceso branquial (haz ventral-)	El haz ventral es muy delgado y largo y se origina lateralmente a la base del proceso posterior hial, en un pequeño proceso del margen posterior del ceratohial. La inserción del haz ventral sobre el ceratobranquial I es medial respecto de la del haz dorsal
<i>Subarcualis rectus II-IV</i>	Cara ventromedial del ceratobranquial IV – proceso branquial	
<i>Subarcualis rectus II-IV laterales</i>	Region distal del ceratobranquial IV – proceso branquial	
<i>Subarcualis obliquus</i>	Proceso urobranquial – proceso branquial	
<i>Duphryngonabranchiatis</i>	Peritoneo – ceratobranquial III	
<i>Rectus cerytis</i>	Peritoneo – proceso branquial	
<i>Rectus abdominis</i>	Peritoneo, aproximadamente a la mitad del abdomen – cintura pelvica	

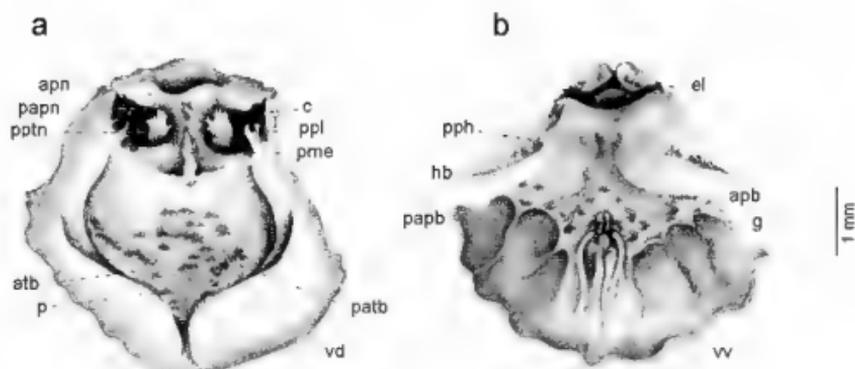


Fig 2 Cavidad bucal de *Chusmoscleis panamensis*, estadio 36 (a) Techo de la boca. (b) Piso de la boca. apb, arena del piso de la boca; apn, arena prenarial; atb, arena del techo de la boca; c, coana; el, esbozo lingual; g, glotis; hb, hendidura bucal; p, pústula; papb, papila de la arena del piso de la boca; papn, papila de la arena prenarial; patb, papila de la arena del techo de la boca; pme, pliegue mediano; pph, papila prehendidura; ppl, papila del pliegue lateral; pptn, papila postnarial; vd, velo dorsal; vv, velo ventral.

La morfología interna en cambio, parece ser relativamente uniforme en la familia, aún cuando la información al respecto es escasa. La cavidad bucofaringea de *Chusmoscleis panamensis*, por ejemplo, presenta una serie de características comunes en muchas de las especies previamente descritas: *Chaperma fusca*, *Dermatonotus muelleri*, *Elachistocleis bicolor*, *Hypopachus barberti*, *Microhyla borneensis*, *M. butleri*, *M. ornata*, *M. parparva*, *M. petrigena*, *Micryletta steinegeri*, *Otophryne pyburni*, *Phrynomantis annectens* (SAVAGE, 1955; GRADWELL, 1974; INGER, 1985; WASSERSUG & PYBURN, 1987; CHOU & LIN, 1997; ECHEVERRÍA & LAVILLA, 2000; ULLOA KREISEL, 2003). Son típicas la presencia de una papila o pliegue prenarial, coanas no perforadas con una gran papila o palpo postnarial emergiendo de su margen posterior, papilas prehendidura desarrolladas, papilas linguales ausentes, techo y piso de la boca casi desnudos, con papilas altas bilateralmente dispuestas a ambos lados de la glotis, glotis expuesta y localizada entre las dos secciones del velo ventral muy desarrollado y alargado en sentido anteroposterior (fig 2-3) *Microhyla berdmorei* y *M. heymonsi*, una forma neustónica con boca umbeliforme, presentan una configuración diferente, aunque algunas de las ya mencionadas características comunes en la familia todavía pueden reconocerse, como las papilas linguales ausentes, las papilas prehendidura, las papilas localizadas a ambos lados de la glotis, las narinas no perforadas y con una papila (o en este caso, un pliegue en forma de lengua), y la glotis localizada muy anteriormente (WASSERSUG, 1980; CHOU & LIN, 1997). Por último, *S. aphiphryne calcarata* presenta también muchas de estas características, acompañadas de caracteres tipo Ranidae, como la configuración de las trampas branquiales (WASSERSUG, 1984).

La uniformidad morfológica se registra también a nivel de esqueleto cartilaginoso. Si bien la información es escasa, debido al pequeño porcentaje de descripciones de condro-

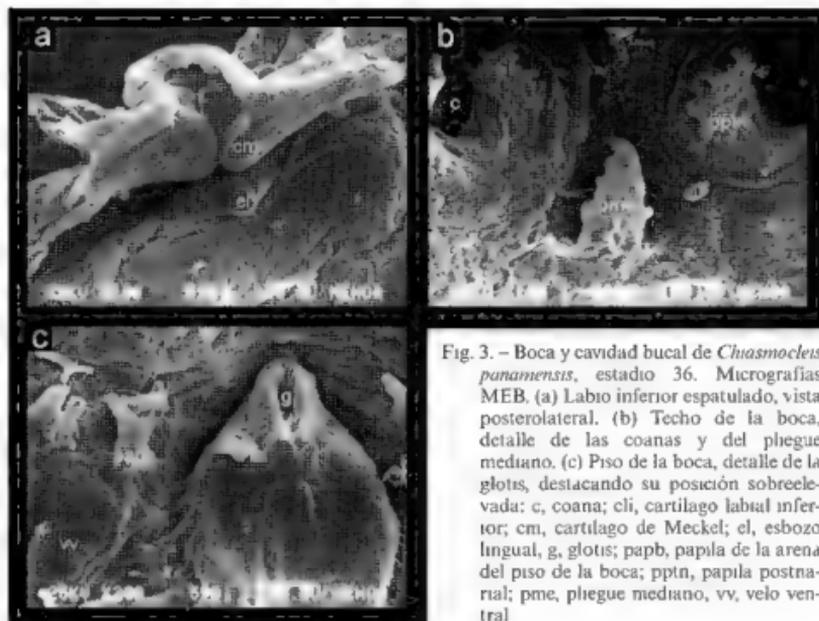


Fig. 3. – Boca y cavidad bucal de *Chiasmocleis panamensis*, estadio 36. Micrografías MEB. (a) Labio inferior espatulado, vista posterolateral. (b) Techo de la boca, detalle de las coanas y del pliegue mediano. (c) Piso de la boca, detalle de la glotis, destacando su posición sobreelevada: c, coana; cli, cartilago labial inferior; cm, cartilago de Meckel; el, esbozo lingual, g, glotis; papb, papila de la arena del piso de la boca; pptn, papila postnarial; pme, pliegue mediano, vv, velo ventral

cráneos disponibles, algunos caracteres han sido propuestos como sinapomorfias a nivel de familia, como el cartilago de Meckel en forma de pala, cartilago accesorio soportando dorsalmente las láminas filtradoras, presencia de procesos lateral posterior del palatoc cuadrado y subótico (HAAS, 2003). Los renacuajos de *C. panamensis* comparten estos rasgos mencionados, y la configuración general del esqueleto es similar a la de la especie congenerica *C. leucosticta* (LAVILLA & LANGONE, 1994). Un carácter variable entre los microhilitos conocidos es la presencia del proceso ventrolateral del palatoc cuadrado (fig. 6). Este proceso está reducido o ausente en los renacuajos de *C. panamensis* analizados en este estudio, en *D. muelleri* (LAVILLA, 1992, observaciones personales), *Dryscophus antongili*, *Kaloula pulchra*, *Paradoxophyla palmata*, *Phrynomantis bifasciatus* (HAAS, 2003), *P. annectens* (GRADWELL, 1974), *M. ornata* y *Uperodon systoma* (RAMASWAMI, 1940), y es muy largo y desarrollado en *E. bicolor* (LAVILLA & LANGONE, 1995, HAAS, 2003, observaciones personales), *Gastrophryne carolinensis* (WASSERSUG & HOHL, 1982; HAAS, 2003) y *Hemphysphryne boliviana* (DE SÁ & TRUEB, 1991; HAAS, 2003). HAAS (2003) considera la presencia de este proceso como una sinapomorfia de los microhilitos americanos, de ser así, su ausencia en *Dermatonotus* sería una reversión. Otro carácter con cierta variación es la presencia de una cresta parótica muy desarrollada, en forma de lámina cartilaginosa irregular y parcialmente fenestrada, que se extiende entre la cápsula ótica y la región posterior del palatoc cuadrado (fig. 6). Entre las especies conocidas, esta presente en *D. muelleri* (LAVILLA, 1992, observaciones personales), *G.*

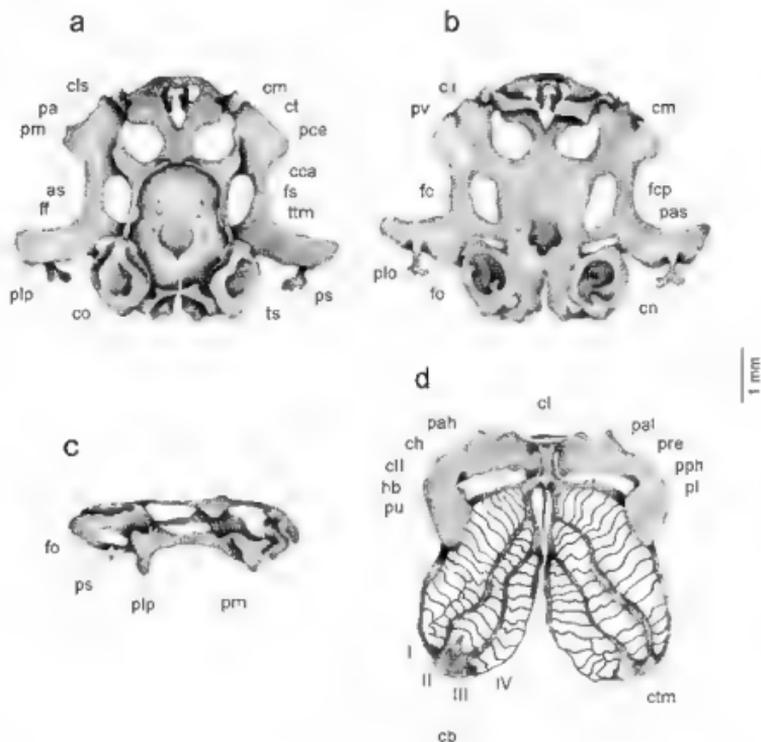


Fig 4 Esqueleto cartilaginoso de *Chusmoskeles panamensis*, estadio 35 (a) Condrocraneo, vista dorsal (b) Condrocraneo, vista ventral (c) Condrocraneo, vista lateral (d) Esqueleto hiobranquial, vista ventral: as, arco subocular; cb(I-IV), ceratobranquiales; cca, comisura cuadrado craneal anterior; ch, ceratohial; cl, cópula I; cII, cópula II; ch, cartílago labial inferior; cls, cartílago labial superior; cm, cartílago de Meckel; cn, canal de la notocorda; co, capsula ótica; ct, cuerno trabecular; ctm, comisura terminal; fc, foramen carotideo; fcp, foramen craneopalatino; ff, fenestra frontoparietal; fo, fenestra oval; fs, fenestra subocular; hb, hipobranquial; pa, pars articularis; pah, proceso anterior hial; pal, proceso anterolateral; pas, proceso ascendente; pce, proceso cuadradoetmoidal; pl, proceso lateral; plo, proceso larval ótico; plp, proceso lateral posterior; pm, proceso muscular; pph, proceso posterior hial; pre, pars reuniens; ps, proceso subótico; pu, proceso urobranquial; pv, proceso ventrolateral; ts, techo sinótico; ttm, *taenia tecti marginalis*

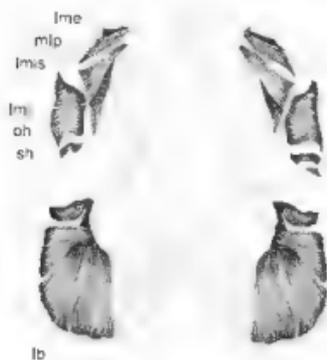
*carolinensis* (WASSERSUG & HOFF, 1982, HAAS, 2003), *H. boliviana* (DE SÁ & TRUIB, 1991; HAAS, 2003), *H. barberi* (SOKOL, 1975, 1981), *K. pulchra* (HAAS, 2003) y *O. pyburni* (WASSERSUG & PYBURN, 1987), y falta en *C. panamensis* y *C. leucosticta* (LAVILLA & LANGONI, 1994), *M. ornata* y *U. systoma* (RAMASWAMI, 1940), y aparentemente *Hypopachus variolosus* (STAR-

RETT, 1968). Los renacuajos de *E. bicolor* descritos por HAAS (2003) presentan cresta parótica desarrollada, y en los descritos por LAVILLA & LANGONE (1995) y observados personalmente, la cresta no está diferenciada, lo que pone de manifiesto la variabilidad intraespecífica de este carácter (los renacuajos estudiados se encuentran en estadios de desarrollo comparables, por lo que puede descartarse variación ontogenética). Finalmente, en el esqueleto hiobranquial no hay diferencias marcadas en las especies descritas. Estas formas cuentan con canastillas branquiales muy desarrolladas, que ocupan más de un 70 % del área total del esqueleto hiobranquial, con ceratobranquiales con numerosas proyecciones laterales anastomosadas, ceratohiales elongados y con procesos laterales expandidos ventralmente, y un proceso urobranquial muy largo y delgado – excepto en *D. antongilii*, *O. pyburni* y *Scaphophryne madagascariensis* (WASSERSUG, 1984; HAAS, 2003). DE SÁ & TRUEB (1991) reportaron diferencias en la forma de la cópula I, en la presencia y relación de la *pars reunens* con los ceratohiales, y en la presencia de hipobranquiales y espiculas. Los renacuajos de *Hoplophryne* constituyen una excepción notable: en ambas especies descritas, *H. rogersi* y *H. uluguruensis*, el esqueleto cartilaginoso está muy modificado, con un notable desarrollo de los cartilagos labiales inferiores y de Meckel, y una marcada reducción de estructuras en el esqueleto hiobranquial, con ausencia de proceso urobranquial y ceratobranquiales II-IV (NOBLE, 1929).

Por último, con respecto a la musculatura craneal, las únicas especies en quienes se cuenta con descripciones completas son *H. rogersi* y *H. uluguruensis* (NOBLE, 1929), *P. annectens* (GRADWELL, 1974), y *D. antongilii*, *E. bicolor*, *G. carolinensis*, *H. boliviana*, *K. pulchra*, *P. palmata*, *P. bifasciatus* y *S. madagascariensis* (HAAS, 2001, 2003). El estudio de HAAS (2003) propone numerosos caracteres musculares como sinapomorfias de la familia, por ejemplo, m. *geniohyoideus* con origen difuso próximo a la glándula tiroidea, m. *suspensoriohyoideus* originado muy posteriormente, mm. *tympanopharyngeus* y *levator mandibulae lateralis* ausentes, m. *l. m. externus* en un único haz, y mm. del complejo *angularis* compactos y difíciles de diferenciar. Las larvas de *Chusmoeleis panamensis* analizadas en este estudio, *D. muelleri* (observaciones personales) y *P. annectens* (GRADWELL, 1974), no incluidas en la matriz de HAAS (2003), coinciden en estos caracteres, y presentan otros también comunes a la gran mayoría de las especies descritas, mm. *intermandibularis* e *interhyoideus* unidos formando una estructura en forma de X, m. *interhyoideus posterior* desarrollado y extenso, inserción del m. *mandibulolabialis* en el cartilago labial inferior, *subarcualis rectus II-IV lateralis* presente, y mm. *l. m. longus* e *internus* con inserción muy anterior sobre el arco subocular (fig. 5, 7). Lo mismo sucede con las especies estudiadas por STARRITT (1968) (*Gastrophryne olivacea*, *G. usta*, *H. barberi*, *H. variolosus*, *Kaloula borealis*, *M. butleri*, *M. heymonsi*), al menos en aquellas características de la musculatura mandibular y hiobranquial mencionadas en el trabajo.

La configuración de algunos músculos varía entre las especies conocidas. Por ejemplo, el m. *levator mandibular longus* de *D. muelleri* (y de algunas de las especies mencionadas por STARRITT, 1968) no evidencia división en mm. *l. m. l. superficialis* y *profundus*, sino que un único músculo desarrollado y compacto se extiende entre la región anterior de la cara dorsal y borde posterior del proceso muscular del palatoc cuadrado, y la cara dorsal del cartilago de Meckel (fig. 7). El m. *suspensoriohyoideus* se inserta muy posteriormente en todas las especies, ya sea en la región posterior del palatoc cuadrado (e.g., *Chusmoeleis*, *Dermatonotus* – observaciones personales –, *Dyscophus*, *Paradoxophyla*, *Phrynomantis*, *Scaphophryne* – HAAS,

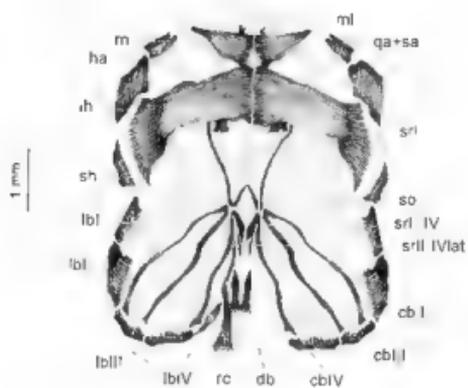
a



b



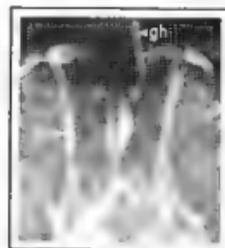
c



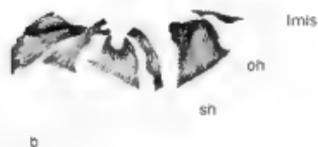
d



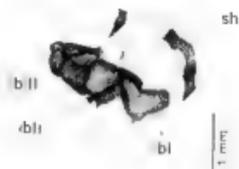
e



f



g



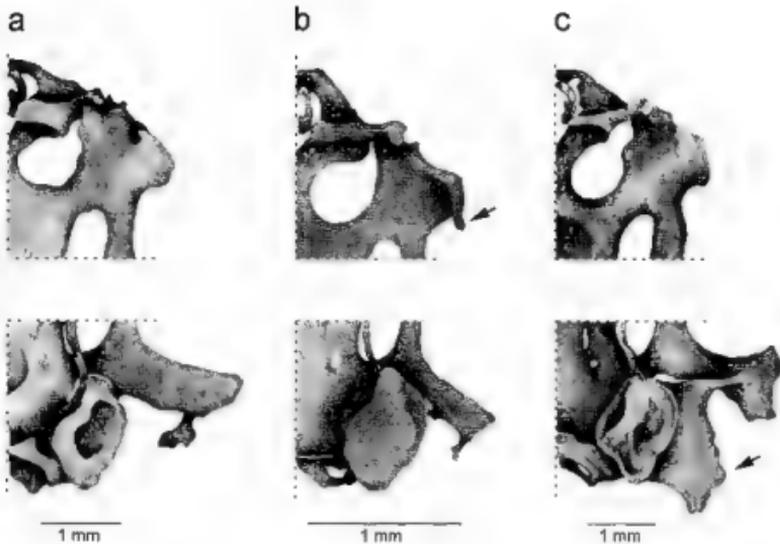


Fig. 6. Condrocáncros de *Chasmocleis panamensis*, *Elachistocleis bicolor* y *Dermatotonotus muelleri*. (a) *Chasmocleis panamensis*, estadio 35 (b) *Elachistocleis bicolor*, estadio 35. (c) *Dermatotonotus muelleri*, estadio 34. Nótese el desarrollo del proceso ventrolateral del palatoc cuadrado en *Elachistocleis*, y de la cresta pteróica en *Dermatotonotus* (flechas).

2003), o en la cara ventral de la cápsula ótica (e.g., *Elachistocleis*, *Gastrophryne*, *Hamp tophryne*, *Kaloula* – HAAS, 2003). Con respecto a la musculatura branquial, el m. *levator arcuum branchialium III* tiene una disposición particular en los microhílidos neotropicales revisados por HAAS (2003), y esto se verifica en *C panamensis* y *D muelleri*. Este músculo está dividido claramente en dos porciones, que se cruzan de forma característica, pasando la porción más medial dorsalmente respecto de la lateral, para insertarse lateralmente en la cara ventral del proceso lateral posterior (fig. 5 y 7). El m. *subarcualis rectus I* varía en el número de haces que lo conforman. En *Paradoxophyla* y *Phrynomantis* spp existe un único haz, entre la base del proceso posterior hual y la región proximal del ceratobranquial I (HAAS, 2003) En

Fig 5 Musculatura de *Chasmocleis panamensis*, estadio 35 (a) Vista dorsal, plano superficial (b) Vista dorsal, detalle del plano profundo (c) Vista ventral (d) Vista ventral, detalle del m. *rectus abdominis* (e) Vista ventral, detalle del m. *subarcualis rectus I*, mostrando el segundo haz ventral (f) Vista lateral (g) Vista lateral, detalle de las inserciones de los mm. *levator arcuum branchialium I-III* y *suspensoriohyoideus* cb(II-IV), *constrictor branchialis*, *db*, *diaphragmatobranchialis*, *ha*, *hyoangularis*, *th*, *interhyoideus*, *um*, *intermandibularis*, *lb(I-IV)*, *levator arcuum branchialium*, *lma*, *levator mandibulae articularis*, *lme*, *levator mandibulae externus*, *lmu*, *levator mandibulae internus*, *lmlp*, *levator mandibulae longus profundus*, *lmls*, *levator mandibulae longus superficialis*, *ml*, *mandibulohyalis*, *oh*, *orbitohyoideus*, *qa+sa*, *quadratoangularis* + *suspensorioangularis*, *ra*, *rectus abdominis*, *rc*, *rectus cervicis*, *sh*, *suspensoriohyoideus*, *so*, *subarcualis obliquus*, *srI*, *subarcualis rectus I*, *srII-IV*, *subarcualis rectus II-IV*; *srII-IVlat*, *subarcualis rectus II-IV lateralis*

*Dermatonotus*, y renacuajos de *Dyscopus*, *Elachistocleis*, *Gastrophryne*, *Hamptophryne*, *Kaloula*, y *Scaphiophryne* revisados por HAAS (2003), el músculo está conformado por dos haces, uno dorsal, inserto en el ceratobranquial I o espícula I, y uno ventral, inserto en la región proximal del ceratobranquial I o ceratobranquial II. Por último, existen tres haces en *Chuasmocleis* y en *Elachistocleis* (observaciones personales; fig 5 y 7), con un segundo haz ventral muy delgado, que se extiende desde un pequeño proceso localizado lateralmente al proceso posterior hial hasta el proceso branquial, entre los ceratobranquiales II y III. Los renacuajos de *Otophryne* y *Hoplophryne* presentan algunas características musculares comunes a los demás microhílidos, acompañadas de rasgos presumiblemente ligados a sus inusuales modos de vida. En *Otophryne pyburni*, por ejemplo, el m. *orbitohyoideus* está muy desarrollado, y cubre un m. *suspensoriohyoideus* muy corto, los músculos del complejo *angularis* están también muy desarrollados y presentan una disposición inusual, con el m. *suspensorioangularis* superpuesto al m. *hvoangularis*, y el m. *rectus abdominis* es muy largo, alcanzando los ceratohiales en su inserción anterior (WASSERSUG & PYBURN, 1987). Los renacuajos de *Hoplophryne* presentan algunas características similares a otros microhílidos (mm. *intermandibularis* e *interhyoideus* unidos por sus aponeurosis medias, y mm. *levator mandibulae externus* y *subarcualis rectus I* en un único haz), pero en otros rasgos, sin embargo, muestran considerables diferencias (mm. *mandibulolabialis* e *interhyoideus posterior* ausentes, y m. *rectus abdominis* muy desarrollado, inserto en los ceratobranquiales I). Con la musculatura branquial ocurre algo muy interesante, ya que a pesar de la reducción de las estructuras cartilaginosas, la mayoría de los músculos está presente, y sólo hay cambios en los sitios de inserción (v.g., mm. *levatores arcuum branchialium I-IV*, *constructores branchiales II-III*) (NOBLE, 1929).

Por último, un breve comentario acerca de cuestiones ecomorfológicas en renacuajos de Microhylidae merece consideración. Siguiendo el trabajo de ALIG & JOHNSTON (1989, actualizado en McDIARMID & ALIG, 1999), se observa que la mayoría de las especies de vida libre y alimentación activa puede ser asignada al gremio de los renacuajos suspensivos, cuyos representantes obtienen el alimento ingresando grandes cantidades de agua a la cavidad bucal, y reteniendo las partículas alimenticias con variadas estructuras filtradoras y aglutinadoras, a nivel bucal y branquial. Características morfológicas típicas de este tipo de larvas son la boca carente de estructuras queratinizadas, cavidad bucal amplia, provista de estructuras filtradoras y zonas glandulares conspicuas, valor de brazo de palanca interno bajo, ángulo de rotación del ceratohial amplio, canastilla branquial compleja y voluminosa, soportando filtros branquiales muy desarrollados, y musculatura elevadora del piso de la boca muy desarrollada, en comparación con la depresora (SIALE & WASSERSUG, 1979; WASSERSUG & HOFF, 1979; SATHI & WASSERSUG, 1981; VERA CANDIOTI, 2006). Observaciones de los tamaños de partículas alimenticias ingeridos por *E. bicolor* y *D. muelleri* revelan un predominio de ítems muy pequeños (< 1 µm de la longitud rostro-tubo proctodeal del renacuajo; observaciones personales). Adicionalmente, dada la semejanza en la configuración del aparato hiobranquial de estas especies con las larvas de *Xenopus laevis*, parece probable que la capacidad para retener partículas de tamaño infimo demostrada por este último (0.126 µm; WASSERSUG, 1972), se verifique también en larvas de microhílidos.

Los renacuajos de *Scaphiophryne* comparten algunas de las características morfológicas mencionadas (volumen de la cavidad bucal relativamente amplio, canastilla y filtros branquiales desarrollados), y se reportan como suspensivos, suspensivo-raspadores, y en

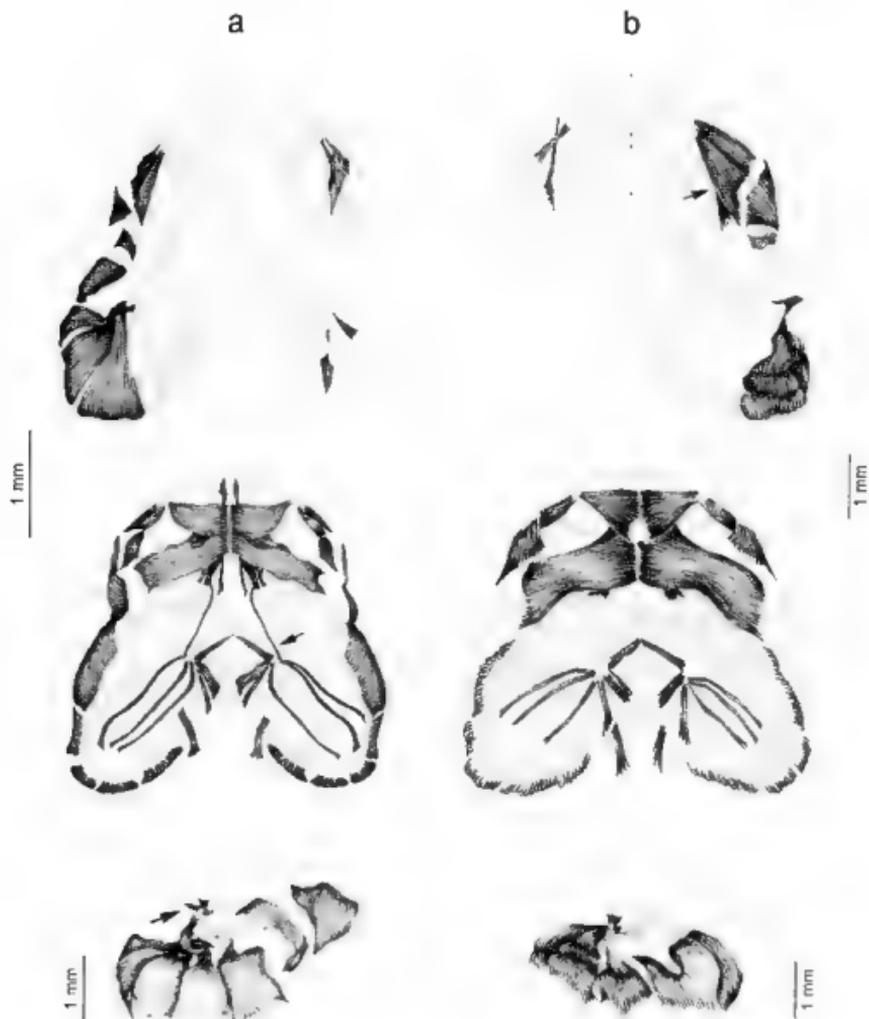


Fig 7 Musculatura de *Elachistocleis bicolor* y *Dermatonotus muelleri* (a) *Elachistocleis bicolor*, estadio 34 (b) *Dermatonotus muelleri*, estadio 35. Nótese el segundo haz ventral del m. *sabarcualis rectus 1* y el m. *suspensoriohyoideo* inserto en la cápsula oca, en *Elachistocleis*, y el m. *levator mandibulae longus* indiviso, en *Dermatonotus* (flechas)

ocasiones macrófagos carnívoros (BLOMMERS-SCHLOSSER, 1975; WASSERSUG, 1984, 1989; McDIARMID & ALTIG, 1999b). Al menos dos especies, *Microhyla heymonsi* y *M. achatina*, se asignan al gremio de los renacuajos neustómicos. Estas formas se identifican por su inusual boca umbeliforme, y una alimentación, en principio, a base de partículas obtenidas de la película superficial en los cuerpos de agua. Para *M. heymonsi*, SATEI & WASSERSUG (1981) mencionan una musculatura elevadora y depresora del piso de la boca en proporción 1:2, resultando un valor de relación entre ambos músculos más bajo que en las formas suspensívoras, similar al valor reportado para larvas de morfología generalizada. Con respecto a la dieta, estas formas han sido reportadas como capaces de alimentación macrófaga (SMITH, 1916; HEYER, 1973). Por último, los renacuajos de *Hoplophryne rogersi* y *H. uluguruensis* se asignan al grupo de renacuajos arborícolas (NOBLE, 1929; McDIARMID & ALTIG, 1999b), y numerosas características pueden ser relacionadas al tipo de microhábitat y alimentación. *H. rogersi* se alimenta principalmente de artrópodos, restos vegetales y huevos de anuros, y como otros renacuajos macrófagos, presenta ceratohiales robustos, canastilla branquial reducida, en este caso incluso con ausencia de ceratobranquiales y filtros branquiales, y musculatura depresora del piso de la boca compacta y desarrollada (NOBLE, 1929).

Las larvas de anuros están demostrando ser de utilidad a la hora de seleccionar caracteres para reconstruir filogenias, dada su gran variabilidad morfológica a diferentes niveles. Se espera entonces que la información básica, con descripciones completas de variados aspectos, contribuya en la realización de trabajos comprensivos a nivel supraespecífico, y con ello a un mejor entendimiento de esta interesante familia.

## RESUMEN

En este trabajo se describe la larva de *Chusmoeleis panamensis*, analizando la morfología externa, la cavidad bucal, el esqueleto cartilaginoso y la musculatura. La morfología externa es similar a otras especies del género, con boca carente de piezas queratinizadas, pliegues labiales, labio inferior espatulado, narinas no perforadas y espiráculo ventral. La cavidad bucal presenta numerosos caracteres comunes con otros microhílidos, como papilas postnariales, ausencia de papilas linguales, techo y piso bucales con escasa papilación, a excepción de papilas altas a ambos lados de la glotis, localizada muy anteriormente. Características músculo-esqueletales como la presencia de los procesos lateral posterior y subótico del palatoc cuadrado, proceso urobranquial largo, y la configuración particular de los mm. *mandibulolabialis*, *intermandibularis*, *interhyoideus*, *suspensoriohyoideus*, entre otros, son frecuentes entre los microhílidos. Caracteres distintivos son la reducción del proceso ventrolateral del palatoc cuadrado y de la cresta parótica, el cruzamiento de las fibras del m. *levator arcuum branchialium III*, y la presencia de un segundo haz ventral en el m. *subarcualis rectus I*. Rasgos como la ausencia de piezas bucales queratinizadas, el desarrollo de la canastilla y filtros branquiales, y de las zonas secretoras de mucus aglutinante, indican una alimentación del tipo suspensívora.

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue posible gracias al soporte económico del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET, Argentina), y de la Smithsonian Tropical Research Institution (STRI). Los renacuajos fueron colectados con permiso de la Secretaría de Estado de Medio Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Provincia de Santa Fe, la Secretaría de Medio Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Provincia de Saita, y la Dirección Nacional de Patrimonio Natural, Servicio Nacional de Administración de Areas Protegidas y Vida Silvestre (Panama). Agradezco especialmente a Daniel Del Barco, Ana Inés Arce, Orelis Arosmena y Cesar Jaramillo por su ayuda para tramitar los permisos correspondientes. Agradezco también a Stanley Rand, Ximena Bernal y Kathleen Lynch, por su ayuda y compañía invaluable durante mi estada en Gamboa.

## LITERATURA CITADA

- ALTIG, R. & JOHNSTON, G. F., 1989 - Guilds of anuran larvae: Relationships among developmental modes, morphologies and habits. *Herp. Monogr.*, **2**: 81-109
- ALTIG, R. & McDIARMID, R., 1999. - Body plan. Development and morphology. In McDIARMID & ALTIG (1999a): 24-51.
- BLOMMERS SCHLOSSER, R. M. A., 1975 - Observations on the larval development of some Malagasy frogs, with notes on their ecology and biology (Anura, Discophinae, Scaphiophryninae and Cophylinae). *Beaufortia*, **24**: 7-26.
- BOOK, J. W. & SHEAR, C. R., 1972 - A staining method for gross dissection of vertebrate muscles. *Anat. Anz.*, **130**: 222-227
- CHOU, W-H & LIN, I-Y., 1997 Tadpoles of Taiwan. *Natn. Mus. nat. Sci. spec. Publ.*, **7**: 1-IV + 1-98
- DI SA, R. O. & TRULB, L., 1991 Osteology, skeletal development, and chondrocranial structure of *Hamptophryne boliviana* (Anura: Microhylidae). *J. Morph.*, **209**: 311-330
- DONNELLY, M. A., DI SA, R. O. & GUYER, C., 1990 Description of the tadpoles of *Gastrophryne pictiventris* and *Nelsonophryne aterrima* (Anura: Microhylidae), with a review of morphological variation in free-swimming microhylid larvae. *Am. Mus. Novit.*, **2976**: 1-19.
- DUELLI MAN, W. E., 1978 The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. *Misc. Publ. nat. Hist. Univ. Kansas*, **65**: 1-352
- EACHEVERRIA, D. D. & LAVILLA, E. O., 2000 Internal oral morphology of tadpoles of *Dermatonotus muelleri* and *Elachistocleis bicolor*. *J. Herp.*, **34**: 517-523.
- FIORITO DE LOPEZ, L. F. & EACHEVERRIA, D. D., 1984 Morfogenesis de los dientes larvales y pico corneo de *Bufo arenarum* (Anura: Bufonidae). *Rev. Mus. arg. Cs. nat. Zool.*, **13**: 573-578
- GOSNER, K. L., 1960 A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, **16**: 183-190.
- GRADWELL, N., 1974 Description of the tadpole of *Phrynomerus annectens*, and comments on its gill irrigation mechanism. *Herpetologica*, **30**: 53-62
- HAAS, A., 2001 Mandibular arches musculature of anuran tadpoles, with comments on homologies of amphibian jaw muscles. *J. Morph.*, **247**: 1-33.
- 2003 Phylogeny of frogs as inferred from primarily larval characters (Amphibia: Anura). *Cladistics*, **19**: 23-89
- HEYER, W. R., 1973 Ecological interactions of frog larvae at a seasonal tropical location in Thailand. *J. Herp.*, **7**: 337-361.
- INGIR, R. F., 1985. - Tadpoles of the forested regions of Borneo. *Fieldiana: Zool.*, **26**: 1-89
- LAVILLA, E. O., 1992. - The tadpole of *Dermatonotus muelleri* (Anura: Microhylidae). *Boll. Mus. reg. Sci. nat. Torino*, **10**: 63-71
- LAVILLA, E. O. & LANGONI, J., 1994 Condrocraqueo y esqueleto visceral de larvas de *Chiasmoceros tenuirostris* (Anura: Microhylidae). *Libro de Resúmenes, X Reunión de Comunicaciones herpetológicas de la A. H. A.*, Mar del Plata, Argentina, 19-21 Octubre 1994, 36

- 1995 Estructura del condrocáncro y esqueleto visceral de larvas de *Elachistocleis bicolor* (Valenciennes, 1838) (Anura: Microhylidae). *Cuad. Herp.*, **9**: 45-49.
- MCDIARMID, R. W. & ALTIG, R. (ed.) 1999a. *Tadpoles. The biology of anuran larvae* Chicago & London, University of Chicago Press: i-xv + 1-444.
- MCDIARMID, R. W. & ALTIG, R., 1999b Research. Materials and techniques. In MCDIARMID & ALTIG (1999a): 7-23.
- NOBLE, G. K., 1929. -- The adaptive modifications of the arboreal tadpoles of *Hoplophryne* and the torrent tadpoles of *Staurois*. *Bull. am. Mus. nat. Hist.*, **58**: 291-337.
- RAMASWAMI, L. S., 1940 - Some aspects of the chondrocranium of the South Indian frogs. *J Mysore Univ.*, **1**: 15-41.
- SATEI, S. & WASSERSUG, R. J., 1981. -- On the relative sizes of buccal floor depressor and elevator musculature in tadpoles. *Copeia*, 1981: 129-137.
- SAVAGE, R. M., 1955 -- The ingestive, digestive and respiratory systems of the microhylid tadpole, *Hypopachus aquae*. *Copeia*, 1955: 120-127.
- SCHLUTER, A. & SALAS, W., 1991 -- Reproduction, tadpoles, and ecological aspects of three syntopic microhylid species from Peru (Amphibia: Microhylidae). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie A (Biologie)*, **458**: 1-17.
- SEALE, D. & WASSERSUG, R. J., 1979. -- Suspension feeding dynamics of anuran larvae related to their functional morphology. *Oecologia*, **39**: 259-272.
- SMITH, M. A., 1916 Descriptions of five tadpoles from Siam. *J nat Hist Siam*, **2** 37-43
- SOKOL, O. M., 1975 -- The phylogeny of anuran larvae: A new look. *Copeia*, **1975** 1-24
- 1981. - Larval chondrocranium of *Pelodytes punctatus*, with a review of tadpole chondrocrania. *J Morph.*, **169**: 161-193.
- STARRETT, P. H., 1968 *The phylogenetical significance of the jaw musculature in anuran amphibians*. PhD Thesis, University of Michigan: 1-179.
- ULLOA KRFEISEL, Z. F., 2003 *Estructuras con función digestiva en larvas de anfibios anuros del NOA* Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Tucumán: 1-189
- VERA CANDIOTTI, M. F., 2006 Ecomorphological guilds in anuran larvae: an application of geometric morphometric methods. *Herp. J.*, **16**: 149-162
- WASSERSUG, R. J., 1972. -- The mechanism of ultraplanktonic entrapment in anuran larvae. *J Morph.*, **137**: 279-288.
- 1976a -- Oral morphology of anuran larvae: terminology and general description. *Occas. Pap. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas*, **48**: 1-23
- 1976b -- A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin fixed vertebrates. *Stain Technol.*, **51**: 131-134
- 1980 -- Internal oral features of larvae from eight anuran families. Functional, systematic, evolutionary and ecological considerations. *Misc. Publ. Univ. Kansas Mus. nat. Hist.*, **65**: 1-146
- 1984 -- The *Pseudohemysus* tadpole: a morphological link between microhylid (Orton Type 2) and ranoid (Orton Type 4) larvae. *Herpetologica*, **40**: 138-149
- 1989. -- What, if anything is a microhylid (Orton Type II) tadpole? *Fortis. Zool.*, **35**: 534-538
- WASSERSUG, R. J. & HOFF, K., 1979. -- A comparative study of the buccal pumping mechanism of tadpoles. *Biol. J. Linn. Soc.*, **12**: 225-259
- 1982 -- Developmental changes in the orientation of the anuran jaw suspension: A preliminary exploration into the evolution of anuran metamorphosis. *Evol Biol.*, **15**: 223-246
- WASSERSUG, R. J. & PYBURN, W. F., 1987 -- The biology of the Pe-ret' toad, *Otophryne robusta* (Microhylidae), with special consideration of its fossorial larva and systematic relationships. *Zool J. Linn. Soc.*, **91**: 137-169
- WUGL, H., ABRUNHOSE, P. A. & PRAIDO, G. M., 2004 -- The tadpole of *Chusmoeleis carvalhoi* and the advertisement calls of three species of *Chusmoeleis* (Anura, Microhylidae) from the Atlantic rainforest of southeastern Brazil. *Phyllomedusa*, **3**: 133-140.

Corresponding editor: Miguel VENCES